

Beziehungen des pleistozänen Wasserbüffels (*Bubalus murrensis*) aus Europa zu den asiatischen Wasserbüffeln

Von W. v. KOENIGSWALD

Eingang des Ms. 20. 3. 1986

Abstract

Relationships of the pleistocene buffalo (Bubalus murrensis) from Europe to water buffaloes from Asia

Based on the fossil record *Bubalus murrensis* occurred in Central Europe at least twice, once during the Steinheim-Interglaciation (Holsteinian) and a second time in the last interglaciation (Eemian). Because of morphological traits *Bubalus murrensis* belongs to a group preserving primitive characters. This group occurs with *B. platyceros* in the Siwaliks, has several species in the Chinese Pleistocene and exists still in the extant fauna in *Bubalus mindorensis* from the Philippines. The Indian water buffalo possessing derived characters belongs to an other lineage, which can be dated back by fossils at least for 1 million years.

Einleitung

Fossilfunde der Gattung *Bubalus* aus dem europäischen Pleistozän regen dazu an, die Verwandtschaftsverhältnisse der fossilen und rezenten Arten in Europa und Asien näher zu beleuchten. Der afrikanische Büffel *Syncerus caffer* wurde zeitweise auch zur Gattung *Bubalus* gestellt, doch ist diese afrikanische Linie mit *Ugandax*, *Pelorovis* und *Syncerus* seit dem Jungtertiär selbständig (GENTRY 1978) und kann damit hier unbeachtet bleiben. Die Wasserbüffel, die alle zur Gattung *Bubalus* gestellt werden, sind zweifellos asiatischen Ursprungs, haben aber ihr Areal zumindest in zwei pleistozänen Warmzeiten auf natürliche Weise nach Mitteleuropa ausweiten können. Im Holozän wurde *Bubalus* nochmals als Haustier in Südeuropa und dem Balkan eingeführt.

Die klimatischen Bedingungen, die eine derartige Arealausweitung erlaubt haben, werden in einem anderen Rahmen untersucht (KOENIGSWALD in Vorber.). Hier soll das fossile europäische Material mit den fossilen und rezenten Wasserbüffeln Asiens verglichen werden, um festzustellen, zu welcher Form die europäischen Funde die engsten Beziehungen aufweisen und wie die evolutiven Unterschiede zwischen den drei rezenten Formen Asiens zu bewerten sind.

Material und Methode

Von den fossilen Wasserbüffeln Europas liegen bis jetzt lediglich Schädelfragmente und Hornzapfen vor. Da die Hornzapfen einen charakteristischen dreikantigen Querschnitt besitzen, sind sie gut von denen der beiden anderen großen Rinder *Bos* und *Bison* zu unterscheiden. Dagegen ist es bisher nicht gelungen, Gebißreste oder postcraniales Skelettmaterial gegenüber *Bos* und *Bison* abzugrenzen. Daher muß sich diese Analyse auf den einzigen zugänglichen Merkmalskomplex, nämlich die Hornstellung, beschränken. Metrische Schädelvergleiche, wie sie BOHLKEN (1958, 1964) an Wasserbüffeln und anderen Boviden durchgeführt hat, sind wegen des Erhaltungszustandes des fossilen Materials nicht möglich. Neben der Beschreibung der unterschiedlichen Ausformung der Merkmale muß die Lesrichtung bestimmt werden, das heißt, es muß versucht werden, einen abgeleiteten Zustand dem primitiven gegenüberzustellen. Das ist keineswegs mit der stratigraphischen Position identisch, da sich seit dem Altpleistozän in Asien mehrere Entwicklungslinien nebeneinander abzeichnen. Für die Argumentation ist es sehr wichtig, daß bei den Boviden gewisse Merkmalsverschiebungen vielfach parallel erfolgt sind, so daß man aus der allgemeinen Beobachtung an Boviden die Lesrichtung übertragen kann.

Hörner, die im seitlichen Schädelprofil mehr oder weniger steil aus dem Frontale aufragen, sind sicher ursprünglicher als solche, die stark nach hinten abgesenkt sind und etwa in der Profilinie von Nasalia und Frontalia stehen. Andererseits sind Hörner, die in der frontalen Aufsicht nahezu parallel zur Sagittalebene stehen, sicher ursprünglicher als jene, die stark divergieren oder gar so weit auseinanderstehen, daß sie mit der Schädelachse nahezu einen rechten Winkel bilden. Ein dritter Aspekt bezieht sich auf die Ansatzstelle der Hornzapfen in bezug auf das Hinterhaupt. Primitiv ist sicherlich eine Ansatzstelle dicht über der Orbita, die ein langes Hinterhaupt mit wohl ausgebildeten Parietalia überstehen läßt. Dagegen erweist sich ein Ansatz am Hinterrand des Schädels unmittelbar über dem Occipitale als abgeleitet.

In der folgenden Beschreibung wird auf diese Merkmale stets eingegangen, weil es die einzigen sind, die am fossilen Material Europas faßbar sind und somit für die Frage, welche asiatische Form diesen Funden am nächsten steht, bewertet werden müssen. Die Auswahl der Merkmale ist allerdings zu eng, um ein detailliertes phylogenetisches Modell, etwa in Form eines Kladogramms, zu entwerfen. Sie reicht aber aus, gewisse grundsätzliche Gruppierungen erkennen zu lassen.

Ergebnisse

Das Fossilmaterial Europas

Den ersten fossilen Beleg für die Gattung *Bubalus* aus Europa konnte BERCKHEMER (1927) aus den interglazialen Ablagerungen von Steinheim an der Murr als *B. murrensis* vorlegen. Es handelt sich um einen Stirnschädel mit beiden Hornzapfen, die den für *Bubalus* charakteristischen dreikantigen Querschnitt aufweisen. Die Oberseite der Hörner ist abgeplattet. Die Fauna von Steinheim wird im allgemeinen in das mittelpleistozäne Holstein-Interglazial gestellt (ADAM 1954), obwohl eine pollenanalytische Beweisführung nicht zu erbringen ist. Auf die Ähnlichkeit der Fauna zum englischen Hoxnian, das mit dem Holstein parallelisiert wird, hat jedoch SUTCLIFFE (1964) hingewiesen. Das Alter dürfte sich auf 200000–250000 Jahre belaufen.

Einen zweiten Schädel, der sogar noch etwas vollständiger ist, konnte SCHERTZ (1937) aus Schönebeck an der Elbe beschreiben. Die stärkere Konkavität der Oberseiten der Hörner bewegen ihn, darin eine neue Art, *B. wanckeli*, zu sehen. Dieser Schädel dürfte nach TOEPFER (1965) ebenfalls in das Holstein-Interglazial einzustufen sein.

Damit ist eine Einwanderungswelle in einem mittelpleistozänen Interglazial sicher belegt. Als die ersten *Bubalus*-Reste in den Sanden und Kiesen der nördlichen Oberrheinebene gefunden wurden, hielten FRANZEN und KOENIGSWALD (1979) es zunächst für wahrscheinlicher, auch hier Belege der mittelpleistozänen Einwanderungswelle zu sehen, als wegen der Funde mit noch unsicherer stratigraphischer Herkunft eine zweite Einwanderung von *Bubalus* zu postulieren. Allerdings hatte FRANZEN (1978) in einem Vorbericht zunächst an ein jungpleistozänes Alter gedacht. Die Funde aus der Oberrheinebene, ein Schädel und zwei Hornzapfen, vermitteln morphologisch derart zwischen den Schädeln von Steinheim und Schönebeck, daß die beiden aufgestellten Arten durch FRANZEN und KOENIGSWALD (1979) als synonym erklärt wurden und das gesamte Fundmaterial als *Bubalus murrensis* bezeichnet wurde. Darin folgten NEUFFER und IGEL (1983) als sie einen weiteren Schädel von *Bubalus* aus Eich am Rhein vorlegten. Auch dieser Schädel wurde dem Holstein-Interglazial zugeordnet, obwohl es dazu einer etwas komplizierteren stratigraphischen Konstruktion bedürfte.

Die Schwierigkeit der stratigraphischen Zuordnung der Funde aus den Kiesgruben der nördlichen Oberrheinebene liegt darin, daß die Fundhorizonte tief unter dem Grundwasserspiegel anstehen und daher nicht direkt zugänglich sind. Die Funde stammen aus dem Baggergut und können nur maximalen Abbautiefen zugeordnet werden. Dennoch haben KOENIGSWALD und LÖSCHER (1982) zeigen können, daß durch längerfristige Beobachtungen des Fördergutes und unter Einbeziehung der Erfahrungen der Baggerführer doch gewisse Klarheit über den Aufbau des Sedimentkörpers gewonnen werden kann. Im speziellen wurde nachgewiesen, daß in vielen Kiesgruben dieses Bereiches unter den

Ablagerungen des letzten Glazials auch letzt-interglaziale Sedimente angefahren werden. Diese sind kenntlich durch die Einlagerung tiefschwarzer Eichenhölzer. Aus diesem Bereich konnte eine Fauna mit *Hippopotamus amphibius incognitus* geborgen werden. Weitere Untersuchungen der letzten Jahre haben ergeben, daß die *Bubalus*-Funde aus dem Oberrheingebiet ebenfalls zu dieser jungpleistozänen Fauna des letzten Interglazials gehören.

Inzwischen hat sich in diesem Fundgebiet die Zahl der Reste von *Bubalus* auf 10 erhöht (KOENIGSWALD in Vorber.), und zwar aus den Kiesgruben Geinsheim (1), Wolfskehlen (2), Leeheim (1), Stockstadt (1), Eich (2), Brühl bei Mannheim (1), Huttenheim (1) und Buchenau (1) (siehe Abb. 1–4). Es liegen fünf größere Schädelfragmente und fünf Hornzapfen bzw. Hornzapfenfragmente vor. Stratigraphisch belegen diese Funde aus der nördlichen Oberrheinebene eine jüngere Einwanderungswelle als die mittelpleistozäne, die mit dem Schädel von Steinheim/Murr nachgewiesen ist. Diese jungpleistozäne Einwanderungsphase dürfte mit dem Klimaoptimum des letzten Interglazials vor etwa 125 000 Jahren zusammenfallen.

Morphologisch sind jedoch die mitteleuropäischen Funde trotz ihres Altersunterschiedes so ähnlich, daß sie einer Art zuzuordnen sind. Die Hornzapfen sind dreikantig, die Oberseiten flach oder leicht konkav ausgehöhlt. Auffallend ist, daß die Oberseiten beider Hornzapfen stets in einer Ebene liegen, die etwas unter die Profillinie von *Nasalia* und *Frontalia* abgesenkt ist. Die Hornzapfen divergieren an vier Schädeln zwischen 110° und 120° . Charakteristisch ist ebenfalls, daß bei allen Schädeln das Hinterhaupt in der Aufsicht stets weit über den Hinterrand der Hornzapfen hervortritt (Abb. 1–4).

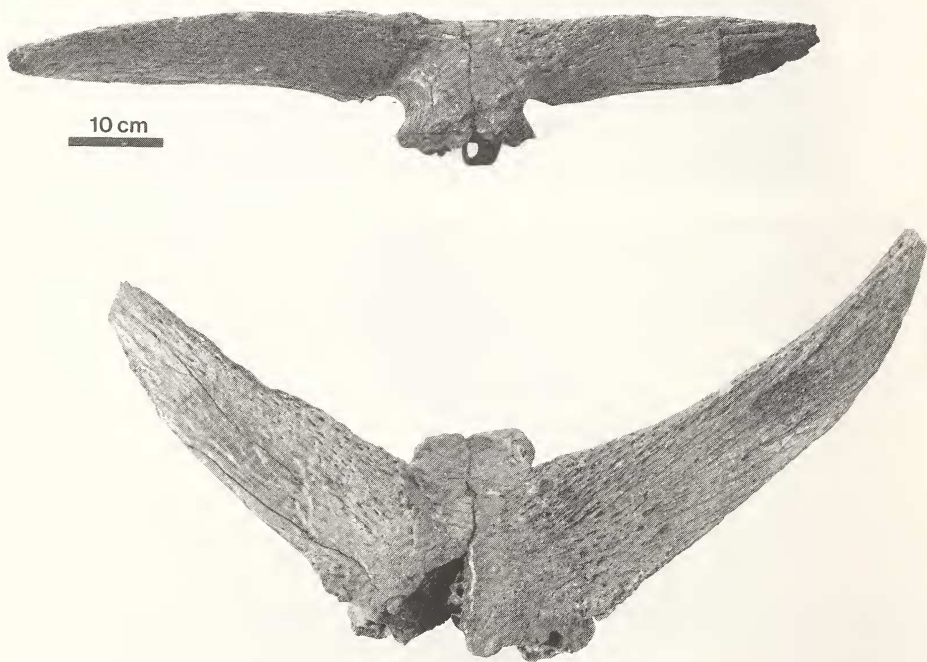


Abb. 1 a (oben) und b (unten). *Bubalus murrensis*, Stirnschädel eines europäischen Wasserbüffels aus dem letzten Interglazial aus Wolfskehlen bei Darmstadt (Felsbergmuseum Bedenkirchen/Odenwald). Die Aufsicht (unten) zeigt das nach hinten überstehende Hinterhaupt, die Rückansicht (oben) zeigt, wie exakt die Oberseiten der beiden Hornzapfen in einer Ebene liegen

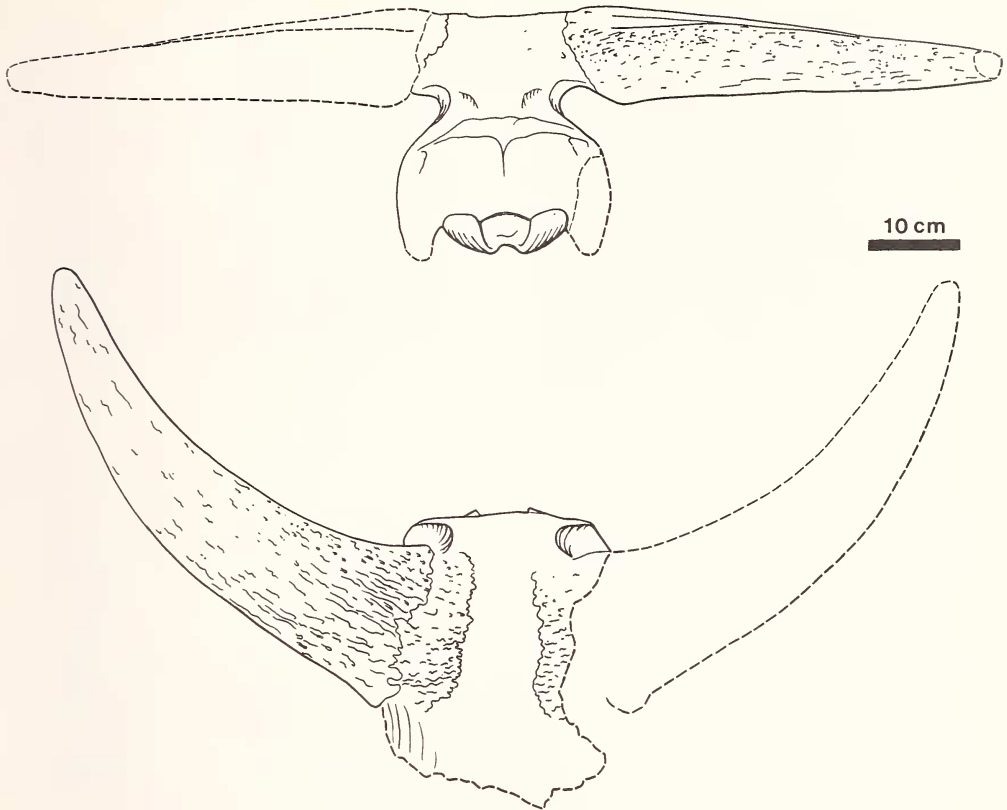


Abb. 2 a (oben) und b (unten). *Bubalus murrensis*, Schädelfragment aus Geinsheim (spiegelbildlich ergänzt). (Sammlung Göckel, z. Zt. Heimatmuseum Stockstadt/Rhein). Unter den Funden aus der nördlichen Oberrheinebene ist nur bei diesem Schädel das Hinterhaupt gut erhalten. Die Hornzapfen sind deutlich stärker gekrümmt als bei dem Schädel aus Abb. 1

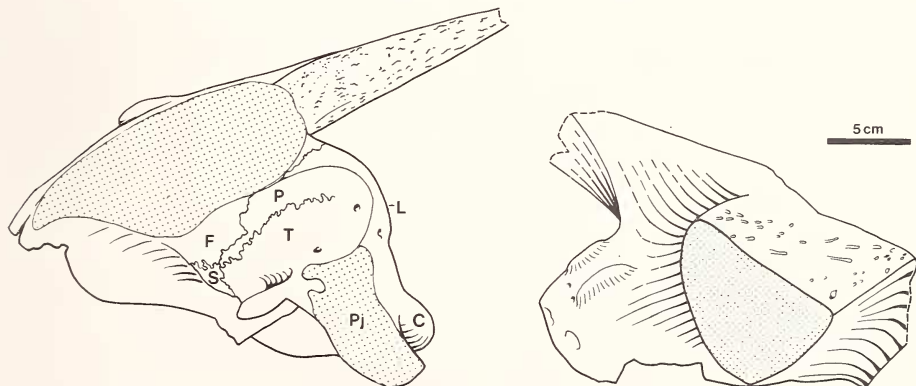


Abb. 3. (links). *Bubalus murrensis*, Schädelfragment aus Geinsheim (siehe Abb. 2). Es gewährt einen Einblick in die Stellung der Knochen in der Temporalgrube, wo sich wie bei *Bubalus arnee* Parietale und Sphenoid sehr nahekommen (BERCKHEMER 1937). C = Condylus occipitalis; F = Os frontalis; L = Linea nuchalis sup.; O = Os occipitalis; P = Os parietalis; Pj = Processus jugularis; S = Os sphenioideus; T = Os temporalis. – Abb. 4 (rechts). *Bubalus murrensis*, zweites Schädelfragment aus Wolfskehlen (Hessisches Landesmuseum Darmstadt, HLMD-RS 3099). Das Fragment zeigt das weit überragende Hinterhaupt und den dreikantigen Querschnitt der Hornzapfen

Diese hier gebrauchten Merkmale der Hornstellung werden in den Bleibandprofilen über die Mediansagittale wie sie seit BERCKHEMER (1927) immer angegeben wurden, nicht deutlich, weswegen hier auf diese Profile verzichtet wird.

Obwohl die Einwanderung von *Bubalus* über das Mittelmeergebiet erfolgt sein müßte, sind *Bubalus*-Funde aus diesem Gebiet bislang kaum beschrieben worden. BOESSNECK (1965) hat lediglich ein Hornzapfenfragment aus Larissa in Thessalien für das letzte Interglazial oder das beginnende Würm-Glazial angeführt.

In den zwanziger Jahren hatten Hornscheiden und wenige Hornzapfen vom Wasserbüffel, die im Ost- und besonders im Nordseeraum gefunden wurden, heftige Diskussionen ausgelöst. BUTTEL-REEPEN (1930) sah darin Belege für eine Wildpopulation im Alt-Holozän. MOHR und HAYEN (1967) konnten aber nachweisen, daß es sich um frühneuzeitliche Importe von Büffelhörnern als Rohmaterial für die Kammacherei handelt. Damit brauchen diese Funde nicht weiter diskutiert zu werden.

Die rezenten Wasserbüffel Asiens

In der rezenten Fauna gibt es drei deutlich unterschiedene Arten des Wasserbüffels, die in der Gattung *Bubalus* vereinigt sind. Die größte ist der indische Wasserbüffel *Bubalus arnee* (Kerr, 1972), der eine Schulterhöhe von 150–170 cm erreicht. Er besitzt mächtige ausladende Hörner, die am Hinterrand des Schädels ansitzen und kein Hinterhaupt überstehen lassen (Abb. 5). Die Hörner divergieren mit 130° so stark, daß die basalen Abschnitte nahezu im rechten Winkel zur Schädelachse seitlich aus dem Schädel heraustreten. Die Hörner, die meist weniger dreikantig im Querschnitt sind, sind beiderseits etwas abgesenkt, so daß ihre Oberseiten nicht in einer Ebene liegen, sondern miteinander einen überstumpfen Winkel bilden. Dadurch kommt es zu einer Aufwölbung der Stirn zwischen den Hörnern. Bei der europäischen Form des domestizierten Wasserbüffels, *Bubalus arnee* f. *bubalis*, L., 1758 sind die Hörner stärker seitlich abgesenkt und damit die Aufwölbung der Stirnpartie noch auffälliger. Die Veränderung in den Schädelproportionen beschreibt BOHLKEN (1964).

Neben dieser Art, die nach den hier betrachteten Merkmalen als abgeleitet gelten muß, gibt es auf den Inseln Südost-Asiens noch zwei ursprüngliche Wasserbüffel.

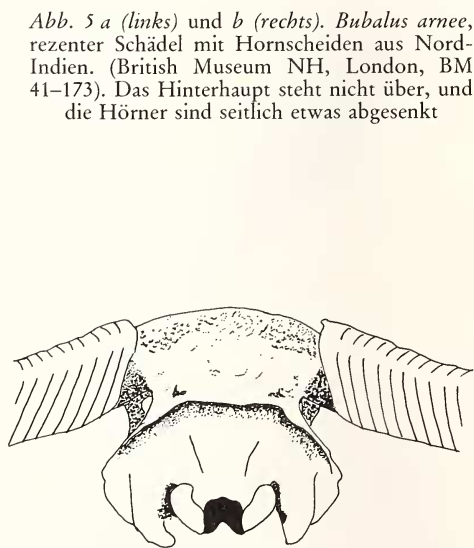
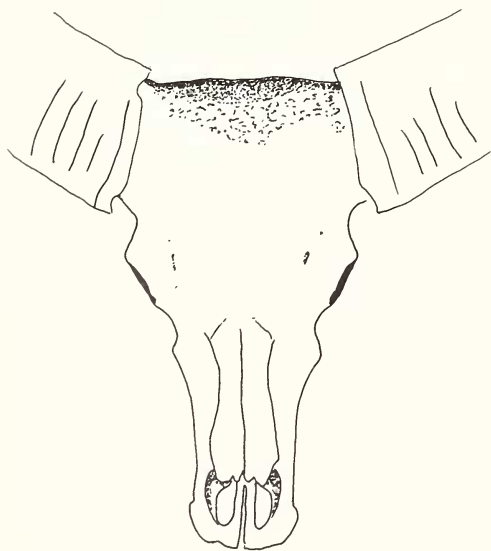


Abb. 5 a (links) und b (rechts). *Bubalus arnee*, rezenter Schädel mit Hornscheiden aus Nord-Indien. (British Museum NH, London, BM 41-173). Das Hinterhaupt steht nicht über, und die Hörner sind seitlich etwas abgesenkt

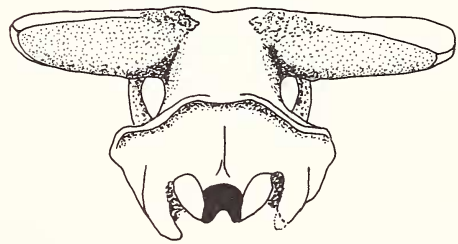
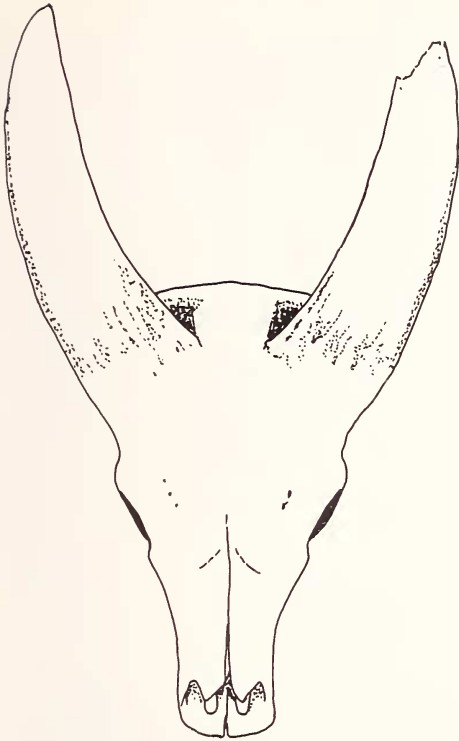


Abb. 6 a (links) und b (rechts). *Bubalus mindorensis*, rezenter Schädel von Mindoro, Philippinen (British Museum NH, London, BM 92.10.81). Wie bei *Bubalus murrensis* steht das Hinterhaupt weit über und die Oberseiten der Hörner liegen in einer Ebene. Die Hornzapfen divergieren aber weniger

Auf der philippinischen Insel Mindoro kommt der kleine *Bubalus mindorensis* (Heude, 1888) vor. Seine Schulterhöhe wird mit 100–120 cm angegeben. Seine geschwungenen Hörner sind dreikantig und divergieren mit 60–70° deutlich weniger als beim großen Wasserbüffel, stehen aber weiter vorne und lassen das Hinterhaupt weit überstehen (Abb. 6). Die Oberseiten beider Hörner liegen exakt in einer gemeinsamen Ebene.

Auf Celebes lebt ein noch kleinerer Wasserbüffel mit 60–100 cm Schulterhöhe, der als eigene Untergattung *Bubalus (Anoa) depressicornis* (H. Smith, 1827) geführt wird. Eine Bergform wird davon als *Bubalus (A.) quarlesi* (Ouwens, 1910) unterschieden. Die geraden kurzen Hornzapfen bei *Bubalus (A.) depressicornis* stehen nach hinten gerichtet, nahezu parallel oder divergieren mit einem Winkel unter 30°. Die Oberseiten der Hörner liegen streng in einer Ebene. Der Hornansatz liegt so weit vorne, daß das Hinterhaupt weit übersteht (Abb. 7).

Die Wasserbüffel der Siwaliks

Diesen rezenten Wasserbüffeln steht ein umfangreiches Fossilmaterial gegenüber. In den oberen Siwaliks Nord-Indiens am Südrand des Himalaja ist *Bubalus platyceros* Lydekker, 1877 aus der Pinjor-Formation und der darüberliegenden Boulder Conglomerate-Formation belegt. RÜTIMEYER (1877/78) und PILGRIM (1937, 1939) haben einige Schädel funde beschrieben. Das Alter der Pinjor-Fauna wird aufgrund paläomagnetischer Befunde von AZZAROLI und NAPOLONE (1982) auf rund 2,5–1 ma (Millionen Jahre) angesetzt. Morphologisch besteht große Ähnlichkeit zu *Bubalus murrensis*. Die Oberseiten der dreikantigen Hornzapfen, die mit etwa 120° divergieren, liegen in einer Ebene. Das Hinterhaupt steht weit nach hinten über (Abb. 6). Es wäre schwer, eine Differentialdiagnose für diese beiden Arten zu geben, zumal wenn man die starke Variabilität, die sowohl bei *B.*

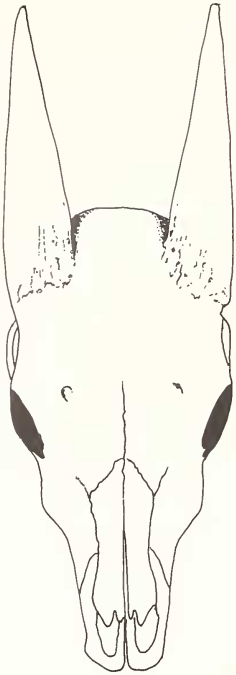
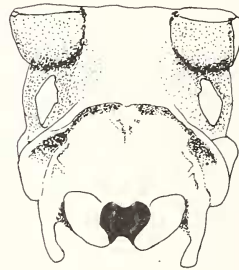


Abb. 7 a (links) und b (rechts). *Bubalus (Anoa) depressicornis*, rezenter Schädel von Celebes (Zool. Institut der Universität Heidelberg). Die Oberkanten der kaum divergierenden Hörner liegen in einer Ebene und das Hinterhaupt steht weit über



murrensis wie bei dem rezenten *B. arnee* zu beobachten ist, in Betracht zieht. Allerdings zögere ich ebenso, diese beiden aufgestellten Arten von so unterschiedlichem Alter als synonym zu erklären, da mit der Hornstellung nur ein kleiner Ausschnitt der Merkmale überprüfbar ist.

Außer *Bubalus platyceros* kommt in den oberen Siwaliks noch ein weiterer Wasserbüffel, *Hemibos*, vor, dessen Hörner sehr variabel sind, aber stets ist der für die Wasserbüffel charakteristische Innenkiel betont. Reduktionen im Bereich der oberen Prämolaren weisen diese Gattung als eine Seitenlinie aus (PILGRIM 1939). *Bubalus* und *Hemibos* werden auf *Proamphibos* zurückgeführt (PILGRIM 1947), der in der Tatrot-Formation, des tiefsten Abschnittes der oberen Siwaliks, belegt ist. Für diesen Profilabschnitt setzen AZZAROLI und NAPOLEONE (1982) ein Alter von 3–2,5 ma an. Am Schädel von *Proamphibos* ist nach PILGRIM (1939) der Gesichtsteil nur wenig gegen die Parietalregion abgelenkt, vor allem fehlt ein Querwulst, der diese Umbiegungsstelle betont. Nur die männlichen Tiere tragen nach seiner Auffassung Hörner. Die Hornzapfen, deren Innenkiel gerundet ist, setzen dicht hinter den Orbitae an und lassen das Hinterhaupt weit überstehen. Die Hörner divergieren nur mit etwa 45° und sind nach hinten nicht ganz bis zur Profillinie des Gesichtsschädels abgesenkt. *Proamphibos* ist der älteste Vertreter der Wasserbüffellinie und hat gewissen Ähnlichkeiten zu *Ugandax*, von dem sich die afrikanischen Büffel mit *Syncerus* herleiten (GENTRY 1978).

Auf die Funde von *Bubalus arnee palaeindicus* aus den Siwaliks und den jüngeren Ablagerungen wird weiter unten eingegangen.

Die fossilen Wasserbüffel Chinas

Aus China liegt eine größere Zahl von *Bubalus*-Arten vor, die zeitlich zwischen dem frühen *Bubalus platyceros* und dem wesentlich jüngeren *Bubalus murrensis* aus Europa vermitteln. Bis auf *Bubalus arnee f. bubalis* aus der jüngsten Vergangenheit besitzen alle

chinesischen Formen die charakteristische Kombination der Merkmale, die bereits für *Bubalus murrensis* herausgestellt wurden, nämlich das überstehende Hinterhaupt und abgeflachte Oberseiten der Hornzapfen, die in einer gemeinsamen Ebene liegen. Die Unterschiede, die in den Abbildungen von IVPP (1979) sichtbar werden, beziehen sich weitgehend auf die Form der Hörner.

Den Arten *B. murrensis* und *B. platyceros* kommt in der Hornform *Bubalus teilhardi* Young, 1932 aus Choukoutien am nächsten. Die schlanken Hornzapfen sind weit gespannt und zeigen auf der Oberseite eine leichte konkave Aushöhlung. Neben dieser Form mit schlanken langen Hörnern kommt ebenfalls im Altpleistozän Chinas eine Form mit kurzen breiten Hörnern vor, *Bubalus brevicornis* Young, 1936.

Nach einem Übersichtsmodell in IVPP (1979, Abb. 592), werden von *B. brevicornis* die jungpleistozänen Arten abgeleitet. *Bubalus youngi* Chow und Hsu, 1957 und *B. wansjocki* Boule und Teilhard, 1928, die im Jungpleistozän vorkommen, scheinen eine gewisse Sonderentwicklung zu nehmen, da die Hinterränder der Hornzapfen weiter an den Hinterrand des Schädels vorrücken und die Oberseite der Hörner möglicherweise seitwärts aus der gemeinsamen Ebene aufsteigen. Wegen der Schwierigkeit der exakten Orientierung der Schädelfragmente ist hier eine Beurteilung allein aufgrund von Abbildungen nicht ausreichend.

Für *Bubalus mephistopheles* Hopwood, 1925 wird holozänes Alter angegeben. Die kurzen, sehr breiten Hörner mit dreikantigem Querschnitt, stehen wie stark gekrümmte Sicheln seitlich des Schädels. Auch ihre Oberseiten liegen in einer exakten Ebene und das Hinterhaupt überragt den Hornansatz weit nach hinten. Dieses Merkmal ist am Typusexemplar im British Museum in London zwar nicht zu überprüfen, ergibt sich aber aus einem weit besser erhaltenen Schädel, der bei IVPP (1979) abgebildet ist.

Bereits YOUNG (1936) hat auf die gewisse Ähnlichkeit der fossilen chinesischen Wasserbüffel mit dem rezenten *Bubalus mindorensis* von den Philippinen hingewiesen.

***Bubalus arnee* und seine fossilen Formen**

In den genannten Schlüsselmerkmalen unterscheidet sich der rezente indische Wasserbüffel *Bubalus arnee* deutlich. Die Hörner setzen an der Hinterseite des Schädels an und lassen kein Hinterhaupt überstehen, andererseits sind die Oberkanten der Hörner aus der gemeinsamen Ebene abgesunken. Zwei fossile Formen stimmen mit *Bubalus arnee* so weitgehend überein, daß sie als Unterarten geführt werden. In den obersten Siwaliks, besonders aber in den Alluvionen von Narbada und Hoshangabad liegt *Bubalus arnee palaeindicus* Falconer 1859 vor, der in der Größe und der Divergenz der Hörner den rezenten *B. arnee* sogar noch übertrifft. Aus dem obersten Abschnitt der Boulder Conglomerate-Formation, dem nach AZZAROLI und NAPOLEONE (1982) ein Alter von etwa 1 ma zukommt, beschreibt PILGRIM (1937) einen Schädel aus Siswan, der zwischen *B. platyceros* und *B. a. palaeindicus* vermittelt. Nach der Abbildung der Rückansicht sind die Hornzapfen bereits seitlich abgesenkt. Die Überprüfung des Originals in New York (AMNH 19872) durch Herrn Dr. J. H. WAHLERT (frdl. briefl. Mitt. vom 31. 3. 1986) bestätigte, daß auch das Hinterhaupt den Hinterrand des Hornzapfen nicht überragt. Damit zeigt dieser Schädel die wesentlichen Merkmale von *Bubalus arnee*.

Die Zuordnung der alten Funde zu den einzelnen Horizonten innerhalb der oberen Siwaliks ist selten gesichert. Die Boulder Conglomerate-Formation hat sich als recht arm an Fossilien erwiesen, so daß möglicherweise Schädel, die diesem Schichtpaket zugeordnet wurden, aus der reicheren Pinjor-Formation stammen (SAHNI, frendl. briefl. Mitteilung). Deswegen können die aus den Angaben zum ersten Auftreten von *Bubalus arnee palaeindicus*, soweit sie aus älteren Beschreibungen stammen, keineswegs als endgültig angesehen werden. BADAM (1979) nennt *Bubalus a. palaeindicus* bereits aus dem Übergangsbereich von der Pinjor- zur Boulder Conglomerate-Formation, der zwischen 1,8 und 1,6 ma

anzusetzen ist. Auch wenn hier noch zahlreiche Fragen offen sind, so wird deutlich, daß *Bubalus arnee palaeindicus* seit erheblich langer Zeit von *B. platyceros* abgegrenzt ist.

Auch der fossile Wasserbüffel Javas, *Bubalus arnee palaeokerabau* Dubois, 1908, reicht in das Altpleistozän zurück. Er ist aus den Trinil-Schichten Javas, deren Alter LEINDERS et al. (1985) auch auf etwa 1–0,8 ma angesetzt haben, belegt (STREMME 1911). Auch bei dieser Form stehen die Hörner ganz am Hinterrand und ihre Oberseiten liegen nicht in einer Ebene, sondern sind etwas abgesunken. Auch in der jüngeren Fauna von Ngandong auf Java ist dieser große Wasserbüffel, bei dem eine Spannweite der Hornzapfen von 2 m gemessen wurde, belegt (KOENIGSWALD 1933; HOOIJER 1958). Damit wird deutlich, daß *Bubalus arnee* bereits im Altpleistozän ein recht großes Areal in Südostasien besiedelt hat.

Diskussion

Aus den Unterschieden in der Hornstellung ergibt sich nun die Möglichkeit, die fossilen und rezenten Wasserbüffel in evolutive Niveaus zu gruppieren.

Bei *Proamphibos*, mit einem Alter von etwa 2,5 ma, liegt ein sehr ursprünglicher Zustand vor, bei dem die wenig divergierenden Hörner noch nicht ganz bis in die Profillinie des Gesichtsschädels abgesenkt sind und das Hinterhaupt weit nach hinten übersteht. Die daraus abgeleitete Gattung *Hemibos*, die besonders in der stärkeren Ausprägung des Innenkiels an den Hörnern progressivere Merkmale aufweist, ist für die weitere Entwicklung der *Bubalus*-Arten ohne Bedeutung, da Reduktionen bei den oberen Prämolaren diese Gattung als Seitenlinie kennzeichnet.

Schon PILGRIM (1939) hat *Bubalus (Anoa) depressicornis* in die Nähe der ursprünglichen Wasserbüffel gestellt. Es haben sich ursprüngliche Merkmale wie die äußerst geringe Divergenz der kurzen Hörner erhalten. Im Gegensatz aber zu *Proamphibos* und *Hemibos* sind die Hörner stark nach hinten geneigt und liegen bereits unter der Profillinie von *Nasalia* und *Frontalia*. Der Unterschied zu allen fossilen Formen bleibt aber so groß, daß die Untergattung *Anoa* isoliert steht. Die kurzen geraden Hörner mögen eine Anpassung der kleinen Tiere an die Lebensweise in dicht bewachsenem Gelände sein, wo es gilt, durch dichtes Buschwerk zu schlüpfen.

Ein höheres Evolutionsniveau ist mit *Bubalus platyceros* erreicht. Zum einen sind die Tiere wesentlich größer, die Hörner divergieren stärker, als konservatives Merkmal ist das überstehende Hinterhaupt zu bewerten. Von besonderer Bedeutung scheint zu sein, daß die Oberseiten beider Hörner stets in einer Ebene liegen, auch wenn die Spannweite der Hörner erheblich zugenommen hat.

Dieses Evolutionsniveau ist über eine erstaunlich lange Zeit und einen großen geographischen Raum verbreitet. Es reicht von *B. platyceros* mit einem Alter von rund 2 ma bis zum rezenten *Bubalus mindorensis*, der aber möglicherweise einen ursprünglicheren Entwicklungsstand innerhalb dieser Gruppe repräsentiert.

Auf dem chinesischen Festland ist *Bubalus mephistopheles* als Vertreter dieser Artengruppe bis in die Shang-Dynastie (etwa 3500–3000 BP) vorgekommen (YOUNG 1936). Innerhalb der Zeitspanne seit dem beginnenden Quartär kann keine einheitliche Entwicklungstendenz festgestellt werden, vielmehr belegt gerade das chinesische Material mehrere parallele Entwicklungslinien. Eine genauere Aufschlüsselung der phylogenetischen Merkmale innerhalb dieser Gruppe ist nach den wenigen hier betrachteten Merkmalen kaum möglich.

Die räumliche Verteilung dieser Artengruppe, zu der nach den morphologischen Kriterien zweifellos auch *Bubalus murrensis* aus Europa gehört, ist noch ungenügend bekannt. Die frühesten Funde vom Beginn des Pleistozäns kommen aus den Siwaliks Nord-Indiens, während sich das Schwergewicht der Funde im Pleistozän nach China

verlagert. Auf dem indischen Subkontinent bleiben Funde aus, dafür tritt eine frühe Form von *Bubalus arnee* auf.

Die morphologische Beziehung der europäischen Wasserbüffel des Mittel- und Jungpleistozäns, *Bubalus murrensis*, zu den ostasiatischen Formen dieser Gruppe ist offensichtlich, doch bleibt die Frage nach dem paläobiogeographischen Einwanderungsweg bestehen. Da bisher vom Indischen Subkontinent keine Belege dieser Gruppe aus dem Mittel- und Jungpleistozän vorliegen, dieser Raum aber sicher von *Bubalus arnee* besiedelt war, muß man auch an eine Ausbreitungsrouten, die den Indischen Subkontinent nicht berührt, denken. Diese würde aber nördlich der Himalaja-Ketten durch Gebiete führen, die heute durch extreme Trockenheit gekennzeichnet sind. Prof. Dr. Dr. B. FRENZEL, Hohenheim, wies mich freundlicherweise darauf hin, daß in früheren Interglazialen die Waldverbreitung in diesem Raum allerdings weit größer war als im Holozän. Selbst anspruchsvolle Pflanzensippen wie der Flieder (*Syringia*) konnten sich auf diesem Weg von Ostasien nach Europa ausbreiten (FRENZEL 1968). Daher ist es nicht auszuschließen, daß auch *Bubalus* auf diesem Wege nach Westen gelangt ist, zumal diese ursprüngliche Artengruppe der Gattung *Bubalus* eine größere Valenz besaß, nach Norden vorzudringen als *B. arnee*. In China liegt das nördlichste Vorkommen bei Harbin bei etwa 45°N (YOUNG 1936). In Europa erreicht *Bubalus murrensis* unter atlantischem Klimaeinfluß sogar 52°N bei Schönebeck an der Elbe. Die bisherigen Funddaten reichen aber noch nicht aus, um den Ausbreitungsweg sicher zu rekonstruieren.

Von dieser Arten-Gruppe, die von *Bubalus platyceros* ausgeht und nach einem gewissen Formenreichtum im Pleistozän bis in die rezente Fauna, wenn auch nur mit einer Art, reicht, läßt sich seit mindestens 1 ma *Bubalus arnee* mit seinen fossilen Unterarten unterscheiden. Nach der Stellung der Hörner am Hinterrand des Schädels muß *Bubalus arnee* als stärker abgeleitet gelten. Dafür spricht auch die noch stärkere Absenkung der seitlich gestellten Hornzapfen. Damit belegt *B. arnee* (zusammen mit der daraus hervorgegangenen domestizierten Form (*Bubalus arnee* f. *bubalis*)) ein weiteres Evolutionsniveau, das zwar an das von *B. platyceros* anschließen mag, dieses aber nicht ablöst, sondern lange neben diesem existiert hat. Nach den Fossilfunden liegt die Trennung mindestens 1 ma zurück.

Bubalus arnee hat in diesem Zeitraum vor allem den indisch-malaysischen Raum erobert. Unter dem Einfluß des Menschen ist allerdings das natürliche Vorkommen auf wenige isolierte Areale östlich 80°E zusammengeschmolzen. Dafür sind nicht nur die Jagd nach den auffallenden Trophäen und die Biotopzerstörung verantwortlich zu machen. Auch die Domestikation wirkt sich gefährdend auf den Wildbestand aus. Der Halter zahmer Wasserbüffel wird nämlich interessiert sein, den Wildbestand zu reduzieren, weil der Verlust an Kühen und Kälbern besonders groß ist, wenn wilde Stiere zahme Kühe gedeckt haben (DANIEL und GRUBH 1966). Hier kann eine ähnliche Reduzierung der Wildform zugunsten der Haustierform vorliegen, wie sie in Europa zum Aussterben von *Bos primigenius* f. *taurus* stattgefunden hat.

Gegenüber dem Zurückgehen der Wildform von *Bubalus arnee* ist die domestizierte Form *Bubalus arnee* f. *bubalis* nicht nur in Asien weit verbreitet worden, sondern auch in fast allen tropischen und subtropischen Klimazonen der anderen Kontinente eingeführt worden (ROSS 1974). Seit dem Mittelalter wird *Bubalus arnee* f. *bubalis* in Süd- und Mittelitalien, besonders aber auf dem Balkan gehalten (BOEHMER 1974; KOENIGSWALD in Vorb.; MAYMONE 1942). In Siebenbürgen (Rumänien) liegt bei etwa 48°N das nördlichste Gebiet, in dem *Bubalus arnee* f. *bubalis* gehalten wird. Allerdings werden dort, wie auch schon in Nordgriechenland, die Tiere vor den Wintertemperaturen in Ställen geschützt.

Dieser weit bekannte indische Wasserbüffel, sowohl die Haustierform, die auch in Europa gehalten wird, als auch die Wildform, haben keine besonders engen verwandtschaftlichen Beziehungen mit dem pleistozänen europäischen Wasserbüffel. Diesem steht in der rezenten Fauna der philippinische Wasserbüffel *Bubalus mindorensis* am nächsten.

Diese Inselform kann als letzter Überrest einer euro-asiatischen Artengruppe angesehen werden, die während des ganzen Pleistozäns existiert hat. Während die weiter nach Norden orientierte Artengruppe im Jungpleistozän und Holozän im Zuge der weltweiten Verarmung der Großsäugerfauna reduziert und nahezu ausgestorben ist, konnte sich die weiter südlich angesiedelte Form *Bubalus arnee* besser halten. Erst durch den Einfluß des Menschen ist auch diese Art in Gefahr geraten.

Abschließend muß noch diskutiert werden, ob die gemachten Beobachtungen auch taxonomische Konsequenzen erfordern. Die artliche Eigenständigkeit von *Bubalus mindorensis* braucht nicht in Frage gestellt zu werden, wenn man das formenreiche Fossilmaterial in die Abwägung einbezieht. Da die Trennung von *B. arnee* sicherlich weiter als 1 ma zurückliegt, kann diese Form nicht als Unterart von *B. arnee* angesehen werden, wie es BOHLKEN (1958) in Anbetracht der wenigen rezenten Formen vorgeschlagen hatte. Weniger eindeutig ist die zweite Frage zu beantworten, nämlich, ob man die Artengruppe mit *Bubalus platyceros*, *murrensis*, *teilhardi*, *brevicornis* bis hin zu *mindorensis* als Untergattung zusammenfassen soll. Damit ließe sich der genetische Abstand zu *Bubalus arnee* mit seinen Unterarten deutlich machen. Aus zwei Gründen wird hier aber auf die Aufstellung einer neuen Untergattung für diese Gruppe verzichtet. Zum einen läßt sich diese Artengruppe durch keine Synapomorphien kennzeichnen. Da die gemeinsamen Merkmale ursprünglich sind, ist es nicht auszuschließen, daß mehrere Entwicklungslinien in dieser Artengruppe enthalten sind. Zum anderen sind die verwandtschaftlichen Verhältnisse nicht so kompliziert, daß ein neues Taxon unbedingt erforderlich wäre.

Danksagung

Diese Studie zum *Bubalus* erwuchs aus der Bearbeitung der Fauna des letzten Interglazials in der nördlichen Oberrheinebene, die im Rahmen des Klimaforschungsprojektes der Bundesregierung vom Bundesministerium für Forschung und Technologie über die Akademie der Wissenschaften und der Literatur in Mainz gefördert wurde. Rezent und fossiles Vergleichsmaterial konnte durch das Entgegenkommen von Dr. K. BRYAN und Dr. W. A. GENTRY (British Museum [NH], London), von Dr. R. KRAFT (Zool. Staatssammlung, München) sowie von Prof. Dr. H. MOELLER (Zool. Institut und Museum, Heidelberg) studiert werden. Prof. Dr. SAHNI, Chandigar, Prof. Dr. H. TOBIEN, Mainz, und Dr. J. L. FRANZEN, Frankfurt a.M., haben mich bei der Suche nach spezieller Literatur unterstützt. Dr. John H. WAHLERT, New York, überprüfte freundlicherweise ein Merkmal an einem *Bubalus*-Schädel aus dem American Museum Natural History. Ihnen sei mein herzlicher Dank ausgesprochen.

Dr. R. HEIL, Leiter der Geologischen Abt. des Hessischen Landesmuseums, ermöglichte die Arbeiten in seiner Abteilung, und Frau S. KEIM übernahm die Schreibarbeiten. Frau I. LEHNEN zeichnete die Abb. 2–4. Auch ihnen sei herzlich für ihre Mithilfe gedankt.

Zusammenfassung

Fossilfunde belegen, daß *Bubalus murrensis* sein Areal mindestens zweimal nach Mitteleuropa ausweiten konnte. Das erste Vorkommen fällt in das Steinheimer Interglazial (Holstein), das zweite in das letzte Interglazial (Eem). Die morphologische Analyse zeigt, daß *B. murrensis* zu einer Artengruppe mit ursprünglichen Merkmalen gehört, die mit *B. platyceros* in den Sivaliks auftritt, die während des Pleistozäns mit mehreren Arten in China verbreitet war und von der in der rezenten Fauna nur noch *B. mindorensis* erhalten ist. Der indische Wasserbüffel *Bubalus arnee* besitzt dagegen evolvierte Merkmale und gehört zu einer anderen Linie, die seit mindestens 1 Million Jahren selbständig ist.

Literatur

- ADAM, K. D. (1954): Die mittelpleistozänen Faunen von Steinheim an der Murr (Württemberg). – *Quaternaria* 1, 131–144.
 AZZAROLI, A.; NAPOLEONE, G. (1982): Magnetostratigraphic investigation of the upper Sivaliks near Pinjor, India. *Riv. Ital. Paleont.* 87, 739–762.
 BADAM, G. L. (1979): Pleistocene fauna of India. Deccan College Postgrad. Research Inst. 1–250, 57 Taf.; Puna.
 BERCKHEMER, F. (1927): *Buffelus murrensis* n. sp. Ein diluvialer Büffelschädel von Steinheim a.d. Murr. *Jh. Ver. vaterld. Naturkde. Württ.* 83, 146–158.

- BOEHMER, R. M. (1974): Das Auftreten des Wasserbüffels in Mesopotamien in historischer Zeit und seine sumerische Bezeichnung. Z. f. Assyrologie 64, 1–19.
- BOESSNECK, J. (1965): Die Jungpleistozänen Tierknochenfunde aus dem Peneiostal bei Larissa in Thessalien. In: Paläolithikum um Larissa in Thessalien. Hrsg. MILOJČIĆ, V.; BOESSNECK, J.; JUNG, D.; SCHNEIDER, H. Beitr. ur- und frühgesch. Archäol. d. Mittelmeerraumes 1, 42–60.
- BOHLKEN, H. (1958): Vergleichende Untersuchungen an Wildrindern. Zool. Jb., Phys. 68, 113–202.
- (1964): Vergleichende Untersuchungen an den Schädeln wilder und domestizierter Rinder. Z. wiss. Zool. 170, 322–418.
- BUTTEL-REEPEN, H. v. (1930): Zur Vorgeschichte Nordwest-Deutschlands. Oldenburg: Stalling.
- DANIEL, J. C.; GRUBH, B. H. (1966): The Indian wild buffalo, *Bubalus bubalis* (Linn.) in peninsular India: a preliminary survey. J. Bombay nat. hist. Soc. 63, 32–53.
- FRANZEN, J. L. (1978): New discovery of *Bubalus* from the Late Pleistocene of Western Germany. II. Congr. theriol. internst., Abstr.: 99; Brno.
- FRANZEN, J. L.; KOENIGSWALD, W. v. (1979): Erste Funde vom Wasserbüffel (*Bubalus murrensis*) aus pleistozänen des nördlichen Oberrhein-Grabens. Senckenbergiana lethaea 60, 253–263.
- FRENZEL, B. (1968): Grundzüge der pleistozänen Vegetationsgeschichte Nord-Eurasiens. Erdwiss. Forsch. 1, 1–326.
- GENTRY, A. W. (1978): Bovidae. In: Evolution of the African Mammals. Ed. by MAGLIO, V. J. and COOKE, H. B. S. Cambridge: Harvard Univ. Press. 540–572.
- HOOIJER, D. A. (1958): Fossil bovidae from the Malay archipelago and the Punjab. Zool. Verh. Rijksmus. 38, 1–112.
- IVPP, group of authors of the Institute for vertebrate Paleontology, Peking (1979): Chinese vertebrate fossils. (Chinesisch). Peking. 1–665.
- KOENIGSWALD, G. H. R. v. (1933): Beitrag zur Kenntnis der fossilen Wirbeltiere Javas. Dienst. Mijnbow Nederl. Indie, Wet. Med. 23, 1–184.
- KOENIGSWALD, W. v. (in Vorb.): Paläoklimatische Aussage interglazialer Säugetiere aus der nördlichen Oberrheinebene.
- KOENIGSWALD, W. v.; LÖSCHER, M. (1982): Jungpleistozäne *Hippopotamus*-Funde aus der Oberrheinebene und ihre biogeographische Bedeutung. N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 163, 331–348.
- LEINDERS, J. J. M.; AZIZ, F.; SONDAAR, P. Y.; VOS, J. DE (1985): The age of hominid-bearing deposits of Java: state of the art. Geol. en Mijnbouw 64, 167–173.
- NEUFFER, FR. O.; IGEL, W. (1983): Ein Wasserbüffel-Fund aus pleistozänen Schottern bei Eich (nördlicher Oberrheingraben). Mainzer Naturw. Archiv 21, 187–197.
- MAYMONE, B. (1942): Die Büffelzucht in Italien. Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol. 52, 1–44.
- MOHR, E.; HAYEN, H. (1967): Wasserbüffelhörner im Nordseeraum und bei Danzig. Oldenburger Jb. 66, 13–67.
- PILGRIM, G. E. (1937): Siwalik antelopes and oxen in the American Museum of Natural History. Bull. Amer. Mus. nat. Hist. 72, 729–874.
- (1939): The fossil bovidae of India. Plaeont. Indica, n.S. 25 Mem. 1, 1–356.
- (1947): The evolution of the buffaloes, oxen, sheep, and goats. J. Linn. Soc. Zool. 41, 272–286.
- ROSS, W. (ed.), (1974): The husbandary and health of the domestic buffalo. 1–993. Rom: Food and Agricult. Org.
- SCHERTZ, E. (1937): Ein neuer Wasserbüffel aus dem Diluvium Mitteldeutschlands (*Buffelus wanckeli* nov. spec.). Paläont. Z. 19, 57–72.
- STREMME, H. (1911): Die Säugetiere mit Ausnahme der Proboscidea. In: Die *Pithecanthropus*-Schichten auf Java, geologische, paläontologische Ergebnisse der Trinil-Expedition (1907–1908). Hrsg. SELENKA, M. L. und BLANKENHORN, M. Leipzig: W. Engelmann. 82–150.
- SUTCLIFFE, A. J. (1964): The Mammalian Fauna. In: The Swanscombe Skull. Ed. by OVEN, C. D. Roy. Anthropol. Inst. Occas. Mem. 20, 85–111.
- TOEPFER, V. (1965): Schönebeck-Welsleben, Kreis Schönebeck. In: Das Quartär zwischen Harz und Elbe (Kurzref. u. Exkursionsführer zum 5. Treffen in Magdeburg). Hrsg. Geol. Ges. DDR, Sekt. Quartärgeologie. Berlin. 79–82.
- YOUNG, C. C. (1936): New finds of fossil *Bubalus* in China. Bull. Geol. Soc. China 15, 505–519.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. WIGHART v. KOENIGSWALD, Geologisch-Paläontologische und Mineralogische Abteilung des Hessischen Landesmuseums, Friedensplatz 1, D-6100 Darmstadt